

Chapter 13 Population Fragmentation

この章では、個体群の断片化（分集団化）を扱い、分集団の遺伝的影響、対立遺伝子頻度分布の変化、個体群分化の推定について説明する。

個体群の断片化：遺伝子流動が制限される分集団では、近親交配が増加し遺伝的多様性が減少する。長期的にみてトータルサイズが同じ1つの大きな個体群よりも分集団は遺伝的に分化し絶滅リスクが大きくなる。

Habitat fragmentation

- ・ 生息地の断片化は一続きの生息地が、生息地域全体の減少を伴ってパッチ状になっていく変化。
- ・ 断片化によってほとんどの種では全体の個体群サイズが減少し、パッチ間の移入も制限される。

Population fragmentation

- ・ 遺伝的多様性、近親交配、分化、絶滅リスクにおける個体群断片化の影響は、分集団間の遺伝子流動レベルに左右され、これらは次の項目に左右される：分集団の数、分集団内の個体群サイズの分布、個体群の地理的分布または空間的パターン、分集団間の距離、種の分散能力、分集団間の移入率、分集団の基盤環境と分散の影響、分集団化してからの時間

Box13.1 絶滅の危機に瀕するホオジロシマアカゲラの生息地断片化の影響

- ・ 隔離された集団間ではほとんど移入がなく個体群は遺伝的に分化している→小さな個体群は遺伝的多様性の損失が大きい。
- ・ 地理的距離が近い個体群間で遺伝的に類似する傾向を持つ。

Population structure

fig.13.1 分集団構造のパターン

- (a)「本土—島」モデル：本土(source)が島(sink)個体群に全てを供給
- (b)「島」モデル：すべて等しいサイズの島で、島間での移入が等しい
- (c)一次元の飛び石モデル：ライン状で隣り合う個体群でのみ移出入できる。
- (d)二次元の飛び石モデル：隣接した個体群で移出入できる。
- (e)メタ個体群：上記の個体群構造のモデルとは異なり定期的な絶滅と再コロニー化を生じる。

Completely isolated population fragments

- ・ 完全に隔離された分集団は、トータルサイズが同じ大きな1つの個体群と比較すると近親交配の増加、遺伝的多様性の損失、絶滅の危機にさらされる。

Fig.13.2 初期サイズが同じ1つの大きな個体群（SL 個体群）に対し、完全に隔離された小さいもの数個の分集団（SS 個体群）の遺伝的影響についてまとめたもの

SLOSS : a single large or several small

(1) 当初の個体群：4種類の対立遺伝子 (A_1 , A_2 , A_3 , A_4) をもつ

<短期間で、絶滅がなかった場合>

(2) SS 個体群では固定は急速に進むが全体を通してみると、(3)の SL 個体群よりも遺伝的多様性が保たれている。

(3) SL 個体群では対立遺伝子 A_4 のみ損失

→SS 個体群は絶滅がない限り、全体として SL 個体群よりも対立遺伝子の多様性は保持される。

<長期間で、いくつかの分集団が絶滅した場合>

(4) 対立遺伝子 A_2 , A_3 を持っていた分集団が絶滅。

(5) 個体群の絶滅はなく繁殖適応度も高い。対立遺伝子 A_1 , A_2 , A_3 はそのまま保たれる。

→遺伝的多様性は SS 個体群より保たれる。

・絶滅と再コロニー化を伴うメタ個体群は(4)の個体群の形に似たものとなる。

① Isolated population fragments as 'islands'

・「島」個体群は「本土」個体群よりも近親交配が生じ遺伝的多様性が低く、絶滅の危険が高い (chapter2)。

Table13.1 オーストラリア西部に生息するワラビーの「島」個体群における遺伝的多様性の低下

・島個体群 (6つの分集団) は本土個体群に比べて遺伝子座ごとの対立遺伝子数が少ない。

・島個体群は本土個体群が持つ対立遺伝子のうち、いずれかのセットを持ち、それぞれの島個体群で保持している対立遺伝子は異なっている (遺伝的浮動によるものと推測される)。

② Consequences of fragmentation in an idealized population

fig.13.3 理想化された個体群の断片化モデル

・基盤個体群は無限であり、そこから生じた個体群 (分集団) は同じサイズ。分集団間の移出入はない。

・個体群が再分化するとき、個々の対立遺伝子の遺伝子型は分集団に分配される。分集団は最初のものから遺伝的に分化していく。

③ Distribution of alleles among fragments

・大きい分集団よりも小さい方が、分集団間の対立遺伝子頻度の分化は大きい。

・対立遺伝子頻度の分化の範囲は、対立遺伝子頻度の分散として推定できる (Box5.2)。

ある1つの遺伝子座の対立遺伝子 A_1 , A_2 の頻度を p , q とする。各分集団は基盤個体群から N 個体サンプリングすると、分集団間の A_1 の頻度分散 (σ_p^2) は

$$\sigma_p^2 = pq/2N \quad (13.1 \text{ 式})$$

・最初の対立遺伝子頻度が等しいとき ($p=q=0.5$)、分散が最も大きくなる。

Example13.1 異なるサイズの分集団における対立遺伝子頻度分散の例

→分散はサンプルサイズに反比例する

④ Distribution of heterozygosities among fragments

- ・ある分集団におけるヘテロ接合性は、基の一続きの個体群よりも小さく、分集団間で変化する。
- ・基の個体群からのサンプリングによるヘテロ接合性の減少の平均は $1/(2N)$ (8.3 式)

⑤Degree of fragmentation

- ・総個体数が同じ場合、分集団数が大きいもの（→各分集団の個体数は少なくなる）は、時間が経つにつれ分集団内の近親交配率が高くなり、遺伝的多様性の損失も大きくなる。
- ・総個体数が N の個体群で、 f 個の分集団に断片化された場合、各分集団のサイズは N/f
ヘテロ接合性の t 世代後の割合は
SS 個体群では $H_t / H_{O_{SS}} = [1 - 1/(2N/f)]^t \sim e^{-tf/2N}$
SL 個体群では $H_t / H_{O_{SL}} = [1 - 1/(2N)]^t \sim e^{-t/2N}$
SS と SL の割合は $H_t / H_{O_{SS/SL}} \sim (e^{t/2N})^{1-f}$ (13.2 式)
→ $\ln[H_t / H_{O_{SS/SL}}] = (1 - f)t/2N$ (13.3 式)
- ・ヘテロ接合性の減少の割合はサイズが小さいものほど大きい。多様性の損失は隔離された個体群でみられる。例) フラビー(table13.1)、ソウゲンライチョウ(box10.1)、タテハチョウ(box2.2)など

⑥Divergence in allele frequencies over time

- ・分集団内の対立遺伝子頻度はランダムに遺伝的浮動が生じるため、結果として時間の経過によって分化はさらに進む。

Fig.13.4 隔離されたショウジョウバエ個体群における時間の経過と対立遺伝子頻度の分化

→最初の対立遺伝子頻度は 0.5

世代ごとに対立遺伝子頻度の分化は続き、最終的に固定される ($p=1$ or 0)

- ・継続的な隔離の影響は 13.1 式を変形した式で予測可能、 t 世代後の分集団間において対立遺伝子頻度の予測される分散は

$$\sigma_p^2 = p_0 q_0 \{1 - [1 - 1/(2N)]^t\} \quad 13.4 \text{ 式}$$

p_0 と q_0 : 最初の対立遺伝子頻度、 N : 時間が経過しても不偏の分集団サイズ

13.4 式から予測される対立遺伝子頻度分散は

- ・世代と共に増加
- ・大きい個体群よりも小さい個体群の方がより早く増加する
→Example 13.2

Fig.13.5 異なる世代数後に予測される対立遺伝子頻度の分布 ($p=0.5$ と $p=0.1$ で始まる場合)

⑦Divergence and loss of heterozygosity

- ・分集団間の遺伝的浮動は全ての分集団を通して全体のヘテロ接合性を減少させる。
- ・分集団においてヘテロ接合性の損失は遺伝的浮動として扱われるか、または近親交配の過程として扱われる。→

Table13.2

- ・ 最初のヘテロ接合性は最大 ($2pq=0.5$ であるが、各分集団で浮動が生じ $p=q=0.5$ になると $2pq$ は減少する。
- ・ 分集団数が多いとき、 p と q は分集団の全個体数内では 0.5 に近いままであるが、ヘテロ接合性の平均は減少する → Wahlund effect (ヴァールント効果) としてみなされる。

ヴァールント効果 (Wahlund effect)

遺伝的頻度の異なる複数の分集団を 1 つの集団とみなした場合、ヘテロ接合の頻度が Hardy-Weinberg 平衡から予測されるよりも低くなる現象

Measuring population fragmentation

- ・ 分集団に起因する近親交配は分化の程度を測定することに使用可能
T:集団全体、S:分集団、I:個体
- ・ 個体の近親交配は分集団に関係する。
- ・ 分集団間の分化による近親交配は、集団全体に関係する。

Wright の F 係数

F_{IS} : 分集団(S)内に関しての個体(I)の近交係数

F_{IT} : 全集団(T)に関しての個体(I)の近交係数

F_{ST} : 同一分集団内で無作為に選んだ 2 つの配偶子の相関係数 → 固定指数

ここでは F_{ST} を個体群分化推定のために用いる

$$F_{IT} = F_{IS} + F_{ST} - (F_{IS})(F_{ST}) \quad (13.5 \text{ 式})$$

$$F_{ST} = (F_{IT} - F_{IS}) / (1 - F_{IS}) \quad (13.6 \text{ 式})$$

$$F_{IS} = 1 - (H_I / H_S) \quad (13.7 \text{ 式})$$

$$F_{ST} = 1 - (H_S / H_T) \quad (13.8 \text{ 式})$$

$$F_{IT} = 1 - (H_I / H_T) \quad (13.9 \text{ 式})$$

H_S : 分集団全域でのヘテロ接合度期待値の平均

H_I : 分集団全域でのヘテロ接合度観察値の平均

H_T : 個体群全体のヘテロ接合度期待値 (H_e と同じ)

- ・ F_{ST} は 0 (分集団間の分化なし) から 1 (分集団は固定) までの間の値をとる。

Table13.3 遺伝子型からの Fstatistics 計算例

- ・ F_{ST} はアロザイムやマイクロサテライトのデータから推定される (マイクロサテライトデータを用いる場合は、Stepwise Mutation Model による R_{ST} が使われることが多い)

Example13.4 セイヨウイチイにおけるヘテロ接合度に基づく Fstatistics 計算例

- ・ 移入がなければ、時間が経つと F_{ST} は増加する。特に小さな個体群は大きな個体群よりも急速に分化しやすい (fig.13.7 異なる個体群サイズを持つ隔離された分集団における世代と F_{ST} の増加)。

① Fragmentation in non-idealized populations

- ・ 実際の個体群では分集団サイズが異なり、分集団ごとの移入率も異なる。分集団化した時間も異なり、自然淘汰も

ある。

- ・理想化されていない個体群では、等式において有効個体群サイズ N_e は N に代用される。
- ・ほとんどの個体群では $N_e < N$ (chapter10)
- ・分集団間で有効個体群サイズが変われば、各分集団は異なる確率で近親交配や分化が生じる。小さな個体群はより大きな影響を受けることになる。

Gene flow among population fragments

- ・多くの個体群は分集団間で移入があり、十分な移入があれば、その分集団は SL 個体群のようなもの
- ・理想化された個体群では 1 世代につき 1 以上の移入が、完全な分化を避けるため必要とされる。

Nm : 1 世代につきの移入数、 m : 移入率 (chapter7)

Fig.13.8 集団間で異なる移入率(m)を持つ、サイズ N の有限個体群における対立遺伝子頻度分布

→世代につき 1 かそれ以上の移入がある個体群は完全に分化しない (個体群は固定されない)。

①Migration and inbreeding

- ・近親交配は分集団間の移入によって制限される。
- ・移入者が遺伝的に異なる個体群由来である限り、移入者自身が近親交配による個体であっても、近親交配の蓄積は減少する (chapter12)。

②Equilibrium between migration and inbreeding

- ・分集団の近親交配は有効個体群サイズと移入率次第である。
- ・近親交配の平衡は有効個体群サイズと移入率に関する

$F_{ST} = 1 / (4N_e m + 1)$ (13.10 式) → m が小さいときにあてはまる

Fig. 13.9 浮動と移入が平衡である「島」モデルにおける世代あたりの移入数と近交係数の関係

→近交係数は世代につき移入数が 1 以下になると急速に上昇

- ・繁殖適応度と絶滅リスクにおける近親交配の有害な影響は、1 世代につき移入数が 1 かそれ以上であれば、軽減される (Fig.13.8)。

Measuring gene flow

- ・遺伝子流動は個体群間の遺伝的分化から推定できる。

13.10 式を変形 (F_{ST} は個体群サイズと移入率に関係しているので)

$$Nm = [1/F_{ST} - 1] / 4$$

①Dispersal and gene flow 分散と遺伝子流動

- ・分集団間の遺伝子流動は分散能力と関連する。
- ・ F_{ST} と種の分散能力には負の相関がある。

Table 13.4 各分類群における F_{ST}

→飛翔能力のある鳥類や昆虫では F_{ST} は低い。また自家繁殖する植物は他家繁殖する植物よりも F_{ST} は高い。

②Gene flow and distance between fragments

- ・分散率は距離の制限を受ける。分集団間の距離に近い方が移入数は多い。

Fig.13.10 ドングリキツツキの雄の分散距離の例

→距離が遠くなるほど、分散率は低くなる。

- ・同じサイズの分集団の場合、距離が遠い分集団は近い集団よりも遺伝子流動が制限され、絶滅の危険が増える。
- ・遺伝的分化と遺伝子流動は地理的距離と関係する。

Fig.13.11 北アメリカにおけるオオツノヒツジ、ヒグマ、ハイイロオオカミの F_{ST} と地理距離の関係

→距離が増えると F_{ST} も増加している。

Impacts of different population structures on reproductive fitness

SL 個体群を比較の基準とすると、

「島」「飛び石」モデル：

- ・近親交配と適応度は移入率に左右され、異なる「島」の個体群サイズにも左右される。
- ・遺伝子流動がないとき、近親交配は個々の個体群の有効サイズに左右され、SL 個体群よりも近親交配しやすい。十分な移入がある場合、近親交配は全個体群の有効サイズに左右される。

「source – sink」モデル（「本土 – 島」モデル）：

- ・有効個体群サイズは全個体数よりも本土個体群の N_e に左右される。
- ・近親交配と適応度の低下は SL 個体群よりもはるかに大きい。

「メタ個体群」モデル：

- ・絶滅と再コロニー化を繰り返すため、繁殖可能個体数が著しく少ない有効サイズを持つ。
- ・近親交配は、他の分集団や断片化していない個体群よりも高く、適応度は低い。

① Metapopulations

- ・メタ個体群は有効サイズを持ちそのサイズは分集団の合計よりも、より小さいものとなる（再コロニー化の過程で絶滅とボトルネックを経験しているため）。
- ・メタ個体群は1つの大きな個体群よりも急速な近親交配と適応度の減少にさらされやすい

Fig.13.12 あるメタ個体群における絶滅と再コロニー化のサイクル

メタ個体群：移動によって互いに結びつけられている一連のサブ個体群からなると見なせる個体群。しかし、その移動率はきわめて小さいので、メタ個体群の動態は各のサブ個体群の動態を合計したものとなる（生態学原著第3版より）。

Summary

1. 個体群の断片化は、同様のサイズで断片化していない個体群と比べ、有害な遺伝的影響をもつ。
2. 総計が同じ個体群サイズに対して、個体群断片化の遺伝的影響は遺伝子流動に左右される。これは分集団の数、

個体群構造の細部、分集団間の距離、種の分散の特徴に依存する。

3. 分集団において近親交配と適応度の減少は、断片化の増加、遺伝子流動の低下を伴うとより深刻になり、これらの影響は時間と共に増加する。
4. 分集団は対立遺伝子頻度とヘテロ接合性で分岐する。
5. 遺伝子流動が制限された分集団は孤立個体群の特徴の多くを共有する。
6. 分集団の絶滅と再コロニー化を伴うメタ個体群構造は、有害になりやすい。
7. F-statistics は個体群間の分化を測定するため、過去の遺伝子流動を推定するために使用される。